

объясняются аттракцией зооспор этими веществами. На рис. 1 показана динамика накопления зооспор в капилляре с пептоном. Из рис. 2 видно, что при повышении концентрации пептона в капилляре наблюдается насыщение при 0,5% пептона, после чего эффект резко снижается. Сходная закономерность наблюдается при аттракции в капилляры бактерий [Adler J., 1973]. В этих случаях клетки скапливаются вне капилляра в зоне концентрации аттрактанта, насытившей соответствующие рецепторы.

Таким образом, в темноте зооспоры *Chlorococcum minutum* избирательно прикрепляются к субстрату, содержащему доступные для них органические соединения, обеспечивающие их адгезию и рост; при освещении эффект этих соединений незначителен. На свету зооспоры преимущественно прикрепляются к субстрату, содержащему аттрактант, который сам по себе не обеспечивает ни адгезию, ни размножение.

Summary

The attachment of zoospores of the green alga *C. minutum* to various organic substrates during illumination or in the darkness was studied. Peptone, caseine hydrolysate, lactose and raffinose do not affect the adhesion of zoospores in the darkness. The adhesion was stimulated by 0,01—1% glucose and also by 0,1—1% galactose and maltose. These substances were shown to support the growth of attached cells. The effect of these compounds is not considerable in the light. The zoospores predominantly sedimentate on peptone and caseine hydrolysate in the light. These substances were shown to be their attractants. It is suggested that zoospores are attached selectively to an available energetic substrate in darkness while in the light they are preferentially attached to an attractant containing the substrate which does not support adhesion itself.

Литература

- Громов Б. В. Коллекция культур водорослей Биологического института Ленинградского университета. — Тр. Петергофского биол. ин-та, 1965, № 19, с. 125—130. — Громов Б. В., Веприцкий А. А. Особенности взаимодействия частиц инфекционного вируса с зооспорами зеленой водоросли *Chlorococcum*. — Цитология, 1983, т. 25, № 2, с. 217—220. — Синещев О. А., Литвин Ф. Ф. Фоторегуляция движения микроорганизмов. — Успехи микробиологии, 1982, т. 17, с. 62—86. — Adler J. A method for measuring chemotaxis and use of the method to determine optimum conditions for chemotaxis by *Escherichia coli*. — J. Gen. Microbiol., 1973, vol. 74, p. 77—91. — Pachpande C. R., David S. B. Studies on a poona *Chlorococcum*. — Phytomorphology, 1978, vol. 28, N 4, p. 379—384. — Sjoblad R. D., Chet J., Mitchell R. Quantitative assay for algal chemotaxis. — Appl. Env. Microbiol., 1978, vol. 36, N 6, p. 847—850.

Статья поступила в редакцию 27 ноября 1981 г.

УДК 581.122.71

Вестник ЛГУ, 1983, № 10

О. В. Москалева, В. В. Полевой

ВЛИЯНИЕ ФИТОГОРМОНОВ НА РОСТ ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ

Факты взаимного влияния частей растений на их рост и функционирование с давних времен привлекали внимание физиологов растений. Еще в прошлом веке высказывались предположения о трофической природе подобного влияния, когда функция надземной части заключалась в синтезе органического вещества, а корень снабжал растение водой и минеральными элементами. Однако в настоящее время выяснено, что многие физиологические процессы в растениях контролируются фитогормонами, синтез которых происходит в различных частях растений. В связи с этим взаимосвязи между органами растений рассматриваются как результат взаимодействия фитогормонов. Тем не менее этот вопрос является далеко еще не полностью решенным, так как не выяснены даже такие более частные вопросы, как точная локализация синтеза гормонов, пути и механизмы их транспорта и т. д.

Так, считается общеизвестным, что ауксин синтезируется в апикальной меристеме и молодых листьях побегов, а у проростков злаковых появляется специализированный участок синтеза этого гормона — верхушка coleoptilya [Уоринг Ф., Филлипс И., 1984]. Наряду с этим существуют данные о возможном синтезе ауксина в корнях растений [Эллиотт М. С., 1981; Torrey J. G., Phillips D. A., 1974], но эти данные получены на изолированных корнях, а прямых доказательств синтеза ИУК в корнях интактных растений пока еще нет. Точно так же не существует пока непосредственных доказательств синтеза в корнях вышедших растений гиббереллинов, хотя множество косвенных данных говорит в пользу того, что меристематические ткани корня способны к самостоятельному синтезу гиббереллинов [Torrey J. G., Phillips D. A., 1974]. Гораздо более доказанным считается синтез гиббереллинов во взрослых фотосинтезирующих листьях растений [Уоринг Ф., Филлипс И., 1984]. В отношении же цитокининов можно считать твердо установленным факт их синтеза в кончике корня [Обручева Н. В., 1982; Letham D. S., Palni L. M. S., 1983].

Одним из наименее изученных вопросов является взаимодействие гормонов в процессе роста и развития растений. Изучению взаимодействия различных органов и влияния на их рост фитогормонов у этиолированных проростков кукурузы и посвящена данная работа.

Материалы и методы. В работе использовали этиолированные проростки кукурузы Буковинский-3. Зерновки кукурузы после тщательной промывки мыльной водой замачивали на 2 ч в теплой воде и затем раскладывали на влажную фильтровальную бумагу в эмалированные кюветы. Через 1 сутки проращивания в темноте при 25 °C проростки изолировали от эндосперма, содержащего значительные количества ИУК [Полевой В. В., 1960; Гуревич Л. С. и др., 1981; Bandyopadhyay R. S., 1983; Mamonov J. S. et al., 1983] и по некоторым предположениям цитокинины [Smith A. R., Staden J., 1978, цит. по Обручевой Н. В., 1982]. Удаление эндосперма, как показали предварительные опыты (рис. 1), почти не влияло на интенсивность роста надземной части проростков и несколько снижало рост корня. Сравнительно небольшое влияние удаления эндосперма на рост проростка, вероятно, объясняется тем, что в щитке зерновки кукурузы содержится довольно большое количество

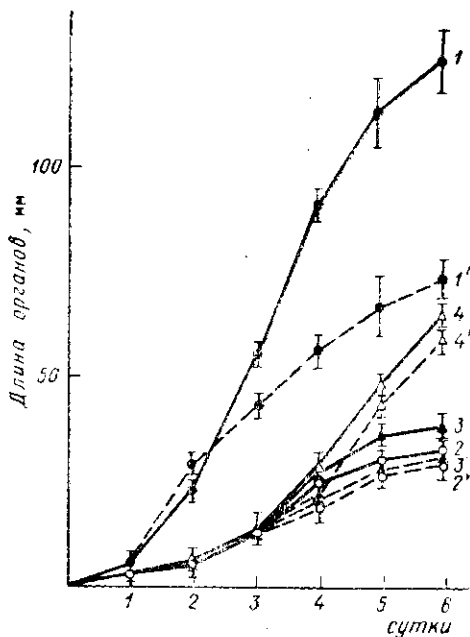


Рис. 1. Влияние удаления эндосперма на рост этиолированных проростков кукурузы.

1, 1' — корень, 2, 2' — мезокотиль, 3, 3' — coleoptilya, 4, 4' — лист; 1-4 — растения с сохраненным эндоспермом, 1'-4' — с удаленным эндоспермом.

питательных веществ, которых может хватить на первые 6—7 суток развития [Леманн Е., Айхеле Ф., 1936; Dure L. S., 1960], а также может свидетельствовать об относительной гормональной независимости развивающегося зародыша от эндосперма, что подтверждается и литературными данными [Овчаров К. Е., 1976; Jackson D. L., McWha J. A., 1983]. Используя в опытах проростки, лишенные эндосперма, мы,

таким образом, получаем возможность более точно оценить вклад осевых органов в гормональную регуляцию роста проростка.

Через сутки после удаления эндосперма у проростков удаляли органы, предположительно ответственные за синтез тех или иных фитогормонов, — колеоптиль и лист до узла или вместе с узлом (при этом должно происходить обеднение растений ауксином) или корень (что снижает в проростках уровень цитокининов и гиббереллинов). В течение всего опыта (6 суток) растения выращивались на полном питательном растворе Чеснокова (ППР), разбавленном в 10 раз [Чесноков В. А. и др., 1960]. При удалении надземной части на срез наносили либо чистый ланолин, либо ланолин с добавлением индолилуксусной кислоты (ИУК) в концентрации 0,3%. Растения без корня выращивали либо на чистом ППР, либо на ППР с добавлением гибберелловой кислоты (ГК) или кинетина (К) в конечной концентрации 10 мг/л, либо и того, и другого фитогормона в той же концентрации.

Растения в течение опыта выращивались в темноте. Длина корня, мезокотила, колеоптиля и листа измерялась на слабом свете ежедневно в каждом варианте у 25—40 растений. Данные по приросту органов за сутки у каждого растения обработаны статистически. На графиках приведены средние арифметические значения прироста и ошибки среднего арифметического ($\pm m$).

Результаты и обсуждение. В случае чисто трофических взаимодействий между частями растений следовало бы ожидать, что удаление одной части у проростка должно вести к усилению роста другой вследствие усиления снабжения ее питательными веществами. Однако такого рода экспериментальные воздействия не всегда приводят к подобным результатам, что должно говорить о том, что здесь включаются другие системы регуляции.

В наших экспериментах у контрольных растений (у которых сохранялись все органы) гормональная регуляция роста осуществлялась исключительно фитогормонами, синтезируемыми осевыми органами проростков. В первые двое суток прорастания наиболее интенсивно растет корень, после чего его прирост несколько снижается и остается на относительно постоянном уровне (рис. 2, а). На 3—4-е сутки достигает своего максимума скорость роста мезокотила и колеоптиля, снижаясь в дальнейшем почти до нуля, когда максимальным становится рост листа. Такая динамика роста надземной части становится понятной, если вспомнить, что основной функцией колеоптиля и мезокотила является вынос из-под земли первичных листьев и обеспечение таким образом перехода проростка на автотрофное питание.

Удаление той или иной части проростка в значительной степени изменяет рост остальных его частей (рис. 2, б—и). Как показано во многих исследованиях, рост корня подавляется при воздействии повышенных концентраций ИУК, стимулирующих рост побегов. ИУК в высоких для корня концентрациях, по мнению одних авторов, может непосредственно тормозить его удлинение, в то время как другие считают, что она способствует накоплению в растущей части корня АБК, являющейся истинным ингибитором роста [Пиле П. Э., 1981]. Так или иначе, снижение концентрации ИУК должно приводить к усилению роста корня, что и наблюдалось в наших опытах при удалении колеоптиля как самого по себе, так и с узлом (рис. 2, б, г). В первые сутки опыта прирост корня увеличивается почти в 3 раза по сравнению с контролем, оставаясь и в дальнейшем на более высоком уровне. При нанесении на срез пасты с ИУК прирост корня резко снижается в первые же сутки, достигая уровня, достоверно не отличимого от контрольного. В дальнейшем, правда, скорость роста корней в этих вариантах опять увеличивается, но их длина остается до конца опыта намного мень-

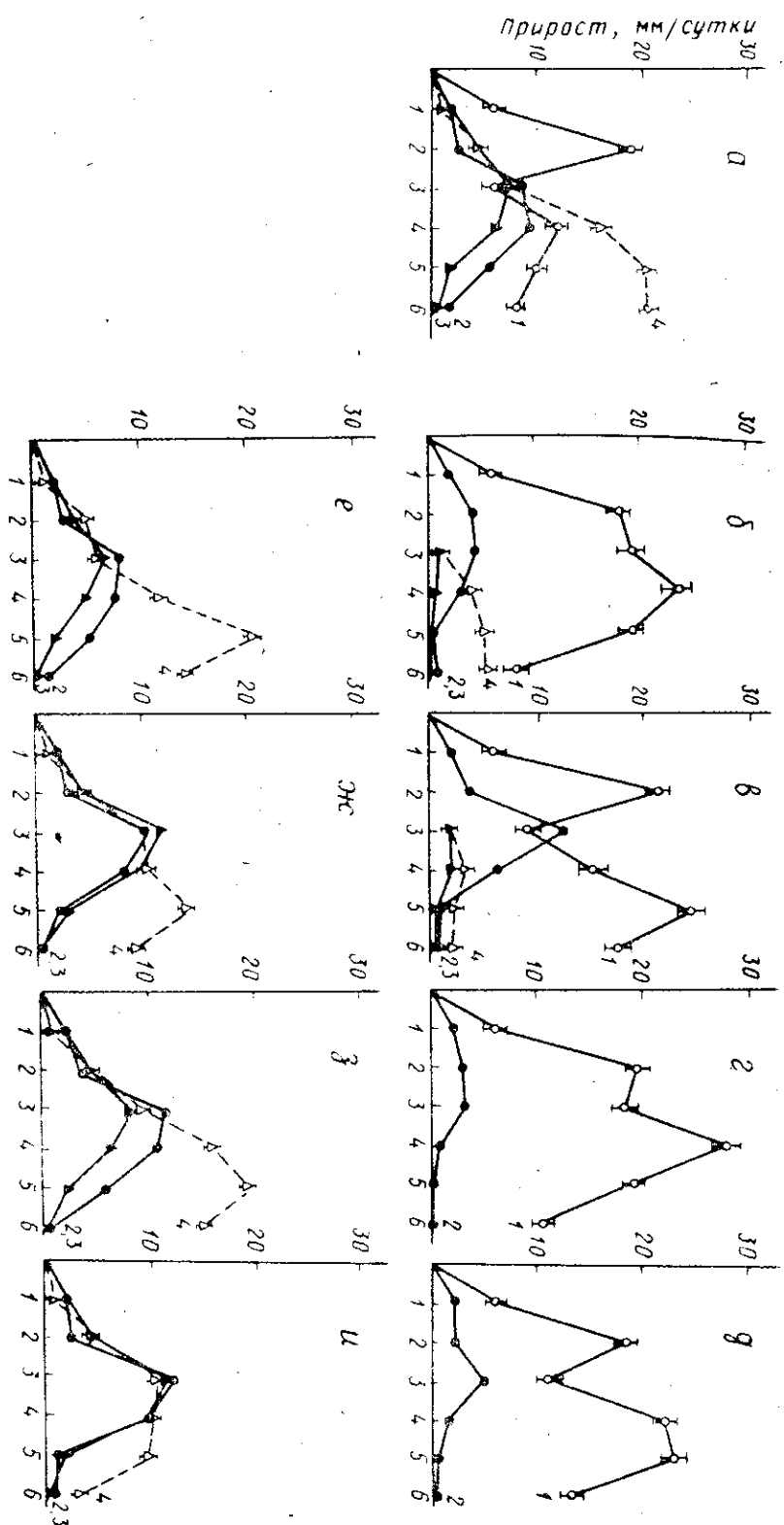


Рис. 2. Прирост корня (1), нитратов (2), коллоидов (3) и листа (4) эспинолированных кукурузы при различных воз-

д — контроль; б — удаление коллоидов и азот; в — то же, + НК; г — то же, + НК; д — то же, + НК; е — удаление азота; ж — то же, + НК; з — то же, + НК; и — то же, + НК; у — то же, + НК.

шей, чем в вариантах без обработки ИУК. Кроме того, у растений, обработанных ИУК, наблюдалось образование боковых корней, как и в контроле, в то время как главные корни растений с удаленным coleoptileм росли только в длину, почти не проявляя тенденции к образованию боковых корней. Стимуляция ауксинами заложения боковых корней и увеличение адсорбирующей поверхности корневой системы при обработке ИУК наблюдались и другими авторами [Шмелева В. И., 1981; Goodwin P. B., Morris S. C., 1979; McDavid C. R. e. a., 1972]. Это может служить подтверждением того, что рост корня регулируется надземной частью при помощи ИУК.

У проростков злаковых, в частности у кукурузы, ИУК может вырабатываться как верхушкой coleoptilia, так и, возможно, апикальной меристемой, и молодыми листьями, образующимися из узла. Однако в наших опытах рост корня изменялся практически одинаково как в случае с удаленным узлом, так и когда удаляли только coleoptиль и листья. Это, скорее всего, говорит о том, что единственным или по крайней мере основным источником ИУК в проростках кукурузы является coleoptиль. Этот вывод подтверждается данными по измерению содержания свободной ИУК в мезокотылях проростков кукурузы при их декапитации [Pino M., Carr D. J., 1982].

Удаление coleoptilia в работе этих авторов сильно снижало и рост мезокотыля, что коррелировало со снижением в нем концентрации ИУК. В наших опытах прирост мезокотыля при удалении coleoptilia как с узлом, так и без узла уже за первые сутки снижался в 2—2,5 раза по сравнению с контролем. Обработка ИУК резко усилила рост мезокотыля в варианте с сохраненным узлом, так что к концу опыта его длина практически не отличалась от длины мезокотылей контрольных растений (рис. 2, в). Если coleoptиль удалялся вместе с узлом, то под воздействием ИУК прирост мезокотыля лишь незначительно увеличивался в первые сутки после обработки (рис. 2, д). Вероятно, это может быть связано с тем, что мезокотиль удлиняется главным образом за счет растяжения новообразующихся в районе узла клеток. Интересно отметить, что при сохраненном узле обработка ИУК почти в 2 раза усиливает рост остатков coleoptilia, но в такой же степени тормозит рост листовых зачатков (рис. 2, б, в).

Удаление корня в наших опытах почти не влияет на рост надземных органов, лишь незначительно снижая на вторые сутки опыта прирост мезокотыля и coleoptilia, а в дальнейшем и листа (рис. 2, е). Тем не менее выращивание растений на средах с добавлением ГК и К в значительной степени изменяло рост проростков с удаленным корнем (рис. 2, ж, з). Добавление К в первые же сутки значительно усиливало рост всей надземной части по сравнению не только с растениями без корней, выращиваемыми только на ППР, но и с контрольными растениями. Размеры coleoptilia в этом варианте оставались максимальными по сравнению с другими вариантами в течение всего опыта. Рост листа, однако, при обработке К не только не усиливался, но даже уменьшался, хотя в первые сутки он происходил так же интенсивно, как и рост coleoptilia и мезокотыля.

Совсем по-другому происходил рост растений при обработке их ГК (рис. 2, з). Рост coleoptilia в этом случае почти не менялся, но довольно значительно усиливался прирост мезокотыля, а также листа. У листьев при обработке гиббереллином сильно вытягивалось основание, что и следовало ожидать, а удлинение мезокотылей одновременно приводило к уменьшению их диаметра.

Растения, обработанные одновременно ГК и К, характеризовались усиленным ростом как coleoptилей, так и мезокотылей, но рост листа происходил так же, как и при обработке только К (рис. 2, и).

К сожалению, практически все аналогичные работы, ссылки на которые нам удалось обнаружить в литературе, проводились на двудольных растениях, имеющих совершенно другой тип прорастания семян и роста проростка, в частности на бобовых [Согур (Конопская) Л. Н., Гамбург К. З., 1979; Carmi A., Heuer B., 1981; Carmi A., Staden J., 1983, и др.]. Во всех подобных работах было обнаружено, что частичное или полное удаление корневой системы приводит к снижению уровня цитокининов в надземной части [Согур (Конопская) Л. Н., Гамбург К. З., 1979; Carmi A., Staden J., 1983] и подавлению роста стебля [Carmi A., Heuer B., 1981] и листьев [Carmi A., Staden J., 1983]. Обработка растений с ограниченным развитием корневой системы ГК восстанавливала полностью рост стебля, а бензиладенн (БА) ускорял рост первичных листьев и вызывал увеличение содержания в них хлорофилла. При этом совместная обработка растений ГК и БА полностью восстанавливала как рост стебля, так и развитие листьев.

В наших опытах не наблюдался столь ярко эффект удаления корня, хотя действие фитогормонов было аналогично описанному в литературе. Практически полное отсутствие снижения интенсивности роста надземной части при удалении корня можно, вероятно, объяснить тем, что после удаления корня в мезокотиле инициируется образование придаточных корней, меристематические зоны которых начинают вырабатывать цитокинины и гиббереллины, поддерживающие рост растения. Дополнительное снабжение растений К и ГК вызывает соответственно усиление роста coleoptily, мезокотил и листа уже сверх контрольного.

Таким образом, приведенные данные могут служить подтверждением того, что взаимодействие корня и надземной части при прорастании семян осуществляется при помощи гормонов, синтезируемых побегом (ИУК) и корнями (цитокининов и гиббереллинов).

Summary

The effect of different seedling parts and plant hormones on the plant organ growth during maize germination was studied. The removal of coleoptile and leaf with or without node was shown to accelerate the root growth. IAA prevented this acceleration. While the node is preserved, IAA restored the growth of mesocotil to the control level. This effect was not observed when the node was removed together with coleoptile and leaf. Root removal diminishes the growth of shoot not significantly. The addition of kinetin in the medium accelerated the coleoptile growth and gibberellin caused the higher growth of mesocotil and leaf. The joint action of kinetin and gibberellin accelerated the growth of both coleoptile and mesocotil, but had no effect on the leaf growth. It is concluded that interaction of root and shoot of maize seedlings is realized by the shoot hormone — IAA and root hormones — cytokinins and gibberellins.

Литература

Гуревич Л. С., Беккер А. М., Шипарев С. М. Изучение динамики содержания свободной индолилуксусной кислоты в отдельных частях прорастающей зерновки кукурузы с помощью высокочувствительного флуориметрического метода. Деп. ВИНТИ, № 840—81, от февраля 1981 г. — Кулаева О. Н. Цитокинины, их структура и функция. М., 1973. 264 с. — Леманн Е., Айхеле Ф. Физиология прорастания семян злаков. М.; Л., 1936. 483 с. — Обручева Н. В. Прорастание семян. — В кн.: Физиология семян. М., 1982, с. 223—275. — Овчаров К. Е. Физиология формирования и прорастания семян. М., 1976. 256 с. — Пиле П. Э. Влияние эндогенных ингибиторов на процесс роста корней и их геореакцию. — В кн.: Рост растений и дифференцировка. М., 1981, с. 30—40. — Полевой В. В. Динамика гетероауксина и энзиматическая активность тканей некоторых растений в связи с их ростом: Автореф. канд. дис. Л., 1960. 17 с. — Согур (Конопская) Л. Н., Гамбург К. З. Влияние удаления корневой системы или эпикотила на содержание цитокининов в проростках гороха. — Физиол. растений, 1979, т. 26, № 3, с. 632—634. — Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М., 1984. 512 с. — Чесноков В. А., Базырина Е. Н., Бушуева Т. М., Ильинская Н. Л. Выращивание растений без почвы. Л., 1960. 172 с. — Шмелева В. И. Влияние обработки семян гетероауксином и гиббереллином на рост и физиологические особенности

корневой системы проростков кукурузы. — В кн.: Рост и пути его регулирования. М., 1981, с. 61—65. — Эллиотт М. С. Биосинтез ауксинов у высших растений. — В кн.: Рост растений и дифференцировка. М., 1981, с. 81—95. — Bandurski R. S. Mobilization of seed indole-3-acetic acid reserves during germination. — In: Mobil. Reserves Germin. Proc. Ann. Symp. Phitochem. Soc. N. Amer., Ottawa, 2—6 Aug., 1982. New York; London, 1983, p. 213—228. — Carmi A., Heuer B. The role of roots in the control of bean shoot growth. — Ann. Bot., 1981, vol. 48, N 4, p. 519—527. — Carmi A., Staden J. Role of roots in regulating of growth rate and cytokinin content in leaves. — Plant Physiol., 1983, vol. 73, N 1, p. 76—78. — Dure L. S. Gross nutritional contributions of maize endosperm and scutellum to germination growth of maize axis. — Plant Physiol., 1960, vol. 35, N 6, p. 919—925. — Lino M., Carr D. J. Sources of free IAA in the mesocotyl of etiolated maize seedlings. — Plant Physiol., 1982, vol. 69, N 5, p. 1109—1112. — Goodwin P. B., Morris S. C. Application of phytohormones to pea roots after removal of the apex: effect of lateral root production. — Austral. J. Plant Physiol., 1979, vol. 6, N 2, p. 195—200. — Jackson D. L., McWha J. A. Translocation and metabolism of endosperms applied 2^{14}C indoleacetic acid in etiolated *Avena sativa* L. — Plant Physiol., 1983, vol. 73, N 2, p. 316—323. — Letham D. S., Palni L. M. S. The biosynthesis and metabolism of cytokinins. — Ann. Rev. Plant Physiol., 1983, vol. 34, p. 163—197. — McDavid C. R., Sagar C. R., Marshall C. The effect of auxin from the shoot on root development in *Pisum sativum*. — New Phytol., 1972, vol. 71, p. 1027—1032. — Momonoki J. S., Schulze A., Bandurski R. S. Effect of deseeding on the indole-3-acetic acid content of shoots and roots of *Zea mays* seedlings. — Plant Physiol., 1983, vol. 73, N 2, p. 526—529. — Torrey J. G., Phillips D. A. Hormonal interactions between root and shoot: The root as site of hormone synthesis. — In: Intern. Symp. Ökolog. und Physiol. Wurzelwachstums. Berlin, 1974, p. 17—23.

Статья поступила в редакцию 16 октября 1984 г.

УДК 581.122.71

Москалева О. В., Полевой В. В. Влияние фитогормонов на рост проростков кукурузы. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1985, № 10, с. 84—90.

Изучалось взаимное влияние частей проростков кукурузы и фитогормонов на рост отдельных органов при прорастании зерновок. Показано, что удаление coleoptily и листа как с узлом, так и без него резко усиливает скорость роста корня, причем нанесение ИУК на срез надземной части предотвращает это усиление. При сохраненном узле ИУК восстанавливает до контрольного уровня рост мезокотыля, снижающийся при удалении coleoptily, чего не наблюдается при удалении coleoptily и листа вместе с узлом. Удаление корня незначительно снижает рост всей надземной части проростка. Добавление в среду кинетина резко усиливает рост coleoptily, а гиббереллин вызывает усиление роста мезокотыля и листа. При совместном применении кинетина и гиббереллина усиливают рост как coleoptily, так и мезокотыля, не усиливая, однако, роста листа. Делается вывод, что взаимодействие надземной и подземной частей проростка кукурузы осуществляется при помощи гормонов, вырабатываемых надземной частью — ИУК и корнями — цитокининов и гиббереллинов. Библиогр. 22 назв. Ил. 2.